

Министерство образования и науки РФ
Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
Кафедра биофизики

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой

подпись инициалы, фамилия
« ____ » _____ 20 ____ г.

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

03.04.02.01 Биофизика

Количественная оценка влияния числа и размеров межклеточных пор на гидравлические характеристики водопроводящих клеток древесины хвойных

Руководитель

подпись, дата

доцент, к.б.н.

должность, ученая степень

И.В. Свидерская

инициалы, фамилия

Выпускник

подпись, дата

Д.С. Вацлавская

инициалы, фамилия

Красноярск 2017

Содержание

Введение.....	4
1 Обзор литературы.....	4
1.1 Общий план строения ксилемы у хвойных	6
1.2 Механизм восходящего транспорта воды.....	10
1.3 Роль межклеточных пор с торусом в восходящем транспорте воды в деревьях.....	13
1.4 Изменчивость числа и размеров межклеточных пор	13
1.5 Модельная оценка сопротивления отдельных трахеид: модель Ланкашира-Энноса	16
1.6 Полуэкспериментальный метод оценки сопротивления отдельных межклеточных пор	17
1.7 Гидравлическая модель межклеточной поры.....	17
2. Материалы и методы.....	23
2.1. Концепция, основные понятия и определения модельного подхода	23
3. Результаты.	26
3.1 Гидравлическая модель годичного кольца.	26
3.2 Модификация гидравлической модели трахеиды Ланкашира-Энноса	27
3.3 Зависимость размера структурных элементов межклеточных пор между собой и от радиального размера люмена.....	32
3.4 Модификация модели межклеточной поры с торусом.....	34
3.5 Модельная оценка гидравлических характеристик отдельной межклеточной поры	35
3.6 Общее сопротивление пор в отдельной трахеиде	38
3.7 Сопротивление люмена отдельных трахеид	41
3.8 Структура полного сопротивления трахеиды	44

3.9 Вклад сопротивления межклеточных пор в полное сопротивление трахеиды и годичного кольца	47
Выводы	50
Список литературы	51

ВВЕДЕНИЕ

Большая часть биомассы наземных биомов сосредоточена в многолетних древесных растениях, которые являются одним из основных стоков углерода в среднесрочном аспекте. Скорость накопления биомассы древесной растительностью в очень большой степени зависит от ее обеспечения водой. Зависимость скорости накопления биомассы деревьями от условий увлажнения усугубляется тем фактом, что деревья приходится поднимать воду на высоту от нескольких метров до нескольких десятков метров, что требует создания значительного градиента давления между корнями и кроной и делает водопроводящую систему растений весьма уязвимой к дисфункции. Эффективность восходящего транспорта воды и устойчивость водопроводящей системы растений к дисфункции тесно связаны размерными характеристиками.

Все основные черты строения ксилемы древесных растений связаны с тем фактом, что подъем воды от корней к кроне осуществляется в метастабильном состоянии, состоянии натяжения, при отрицательном гидростатическом давлении. На протяжении всей жизни деревья вынуждены постоянно формировать новые слои проводящей ткани, чтобы обеспечивать стабильный транспорт воды от корней к кроне. Большая часть ксилемы сохраняется в неизменном виде до конца жизни дерева.

Цель работы – Оценить вклад межклеточных пор в гидравлическое сопротивление водопроводящих клеток древесины хвойных.

Задачи:

1. Оценить количественные характеристики связи радиального размера люменов с размерами структурных элементов межклеточных пор по литературным данным.

2. Разработать математическую модель межклеточной поры, позволяющую рассчитывать сопротивление отдельных межклеточных пор с торусом по данным о радиальном размере люмена и толщине клеточной стенки трахеиды.
3. Модифицировать гидравлическую модель трахеиды, учитывающую особенности формы поперечного сечения трахеид в семействе Сосновых.
4. Разработать гидравлическую модель годичного кольца как совокупности параллельных гидравлических сопротивлений.
5. Оценить вклад сопротивления межклеточных пор в общее сопротивление трахеид и годичного кольца.

1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Общий план строения ксилемы у хвойных

Аксиальная проводящая система хвойных состоит из трахеид – мертвых, пустых внутри клеток с жесткой лигнифицированной стенкой. Полость внутри трахеид или сосудов называется люменом. Стенка зрелых трахеид состоит из нескольких слоев: первичной клеточной стенки, которая имеется у всех растительных клеток, а также вторичной клеточной стенки, которая состоит из волокон целлюлозы и гемицеллюлозы, инкрустированных лигнином, а также третичной стенки, придающей клетке дополнительную прочность (Takayoshi, 1985). На поперечном срезе хорошо видно, что трахеиды образуют линейно-упорядоченную структуру. Особенность компоновки аксиально проводящих клеток в ксилеме хвойных заключается в том, что они плотно прилегают друг к другу и расположены радиальными рядами, что лучше всего видно на поперечном срезе. Эти ряды клеток называют еще радиальными файлами (Эсау, 1969; Чавчавадзе, 1979; Siau, 1984) (Рис. 1.1 и 1.2).

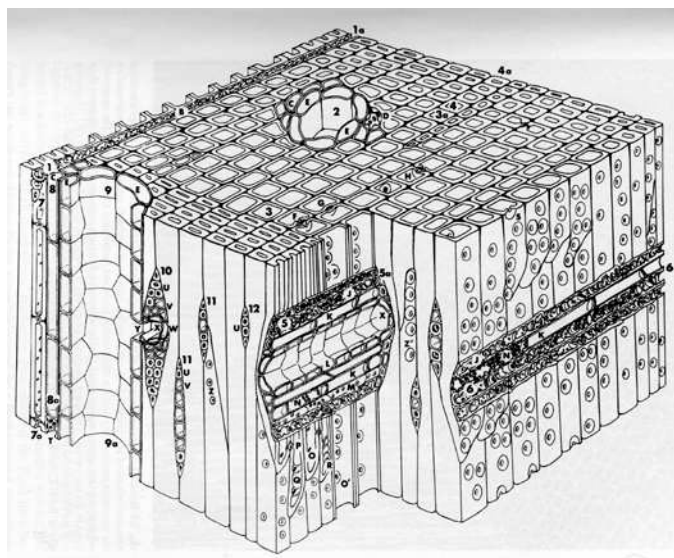


Рисунок 1.1. Строение древесины хвойных (Siau, 1984). Р – межклеточные поры.

Паренхимные элементы составляют небольшую долю в структуре древесины и в целом не нарушают линейной упорядоченности в расположении большинства клеток (Эсау, 1969; Чавчавадзе, 1979; Ваганов, и др., 1985). Аксиальный размер трахеид в десятки раз превышает их тангентальный и радиальный размеры. Радиальный размер трахеид варьирует в широком диапазоне. Средние для видов значения радиального диаметра трахеид в стволе варьируют от ≈ 12 до 55 микрон. Средние для вида значения толщины клеточных стенок варьирует от ≈ 2 до 8 микрон. Аксиальный размер может достигать нескольких миллиметров и варьирует от $\approx 0,7$ до 8 мм. Если рассматривать средневидовые значения, то чем больше поперечный размер трахеиды, тем больше ее аксиальный размер (Рис.1.3) (Carlquist, 1988; Pittermann, et al., 2005; Sperry, et al., 2006).

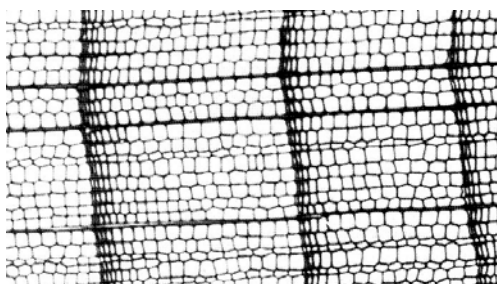


Рисунок 1.2. Поперечный срез древесины *Abies sibirica*.

У хвойных трахеиды сообщаются между собой через округлые окаймленные поры, которых расположены в основном на радиальных стенках (Чавчавадзе, 1979) (Рис. 1.1). Поры в оболочках контактирующих клеток расположены напротив друг друга. Срединная пластинка и две первичные оболочки клеток между двумя порами образуют сетчатую мембрану. Две лежащие друг против друга поры и поровая мембрана образуют пару пор. У хвойных в центральной части сетчатой мембраны имеется утолщение – торус,

которое практически непроницаем для воды. Диаметр торуса несколько больше апертуры поры (Рис. 1.4).

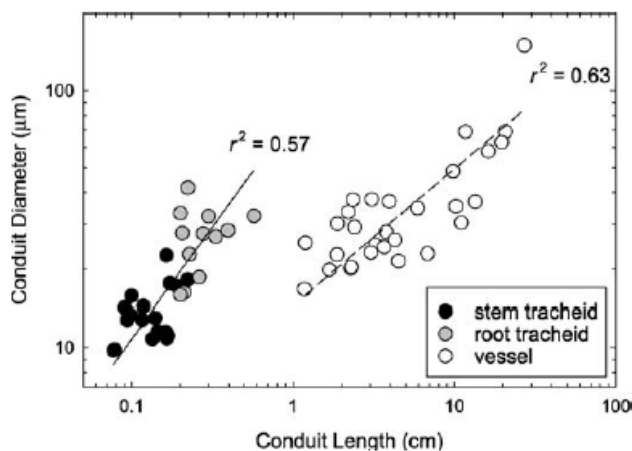


Рисунок 1.3. Корреляция между средними видовыми значениями радиального диаметра люмена и длины трахеид (Pittermann, et al., 2005; Hacke, et al., 2006).

С другой стороны, при большом значении градиента давления, который наблюдается при водном стрессе, именно на мембранах межклеточных пор происходит образование газовых пузырьков, который затем могут увеличиваться в размере, что может стать причиной полной закупорки проводника пузырьком воздуха, т.е. эмболии проводника (Crombie, et al., 1985; Cochard, et al., 1992; Jarbeau, et al., 1995; Sperry, et al., 1996).

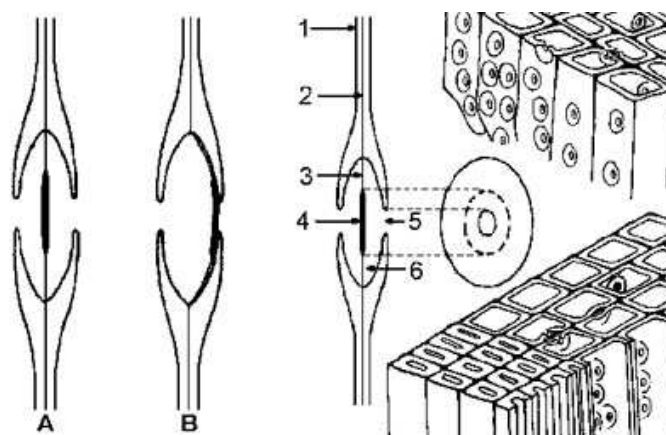


Рисунок 1.4. Схема поперечного сечения пары окаймленных пор с торусом. А – открытая пора. В – аспирированная (закрытая) пора. Справа – расположение пор на радиальных стенках трахеид. 1 – клеточная стенка, 2 – срединная пластинка (и первичная клеточная стенка), 3 – сетчатая мембрана, 4 – торус, 5 – апертура поры, 6 – камера поры, (Usta, 2005; Petty, 1970).

В поперечном сечении форма трахеид и люменов в семействе Сосновых чаще всего напоминает прямоугольник, реже пяти- или шестиугольники. Под воздействием механических и иных нагрузок, связанных с отклонением ствола дерева от вертикального положения трахеиды в поперечном сечении округляются. В таких случаях образуется так называемая компрессионная древесина. Клетки компрессионной древесины короче, чем в нормальной древесине, и обладают значительно более толстой клеточной стенкой. С другой стороны, плотность вещества, из которого состоят клеточные стенки в компрессионных трахеидах ниже, чем в нормальных трахеидах (Timell, 1986; Zobel, et al., 1989).

Все черты клеточного строения ксилемы хвойных обнаруживают очевидную связь с функциональным предназначением ксилемы: объемный транспорт воды от корней к кроне при отрицательном давлении и поддержание кроны и ветвей дерева. Поскольку восходящий транспорт воды не требует прямых затрат энергии от дерева, то не нужен протопласт, который только бы

затруднял движение потока жидкости, и трахеиды представляют собой мертвые, пустые внутри клетки.

Поскольку вода в трахеидах находится в состоянии натяжения, т.е. при отрицательном давлении, то жесткие прочные стенки необходимы, чтобы противостоять возможным напряжениям, вызываемыми разницей в давлении с окружающей атмосферой или между клетками. Кроме того, жесткость и прочность стенок трахеид делают ксилему достаточно плотной и прочной, чтобы выполнять опорно-поддерживающую функцию и противостоять возможной имплозии (Tyree, et al., 2002; Siau, 1984; Hacke, et al., 2001).

В аспекте пассивного транспорта воды при отрицательном давлении строение ксилемы деревьев представляет собой очевидный контраст строению флоэмы, которая осуществляет активный транспорт жидкости при положительном давлении. Клетки флоэмы должны оставаться живыми, чтобы поддерживать осмотический градиент и защищать систему от утечек, хотя протопласт флоэмных клеток занимает лишь небольшую часть внутреннего пространства клеток, освобождая место, чтобы увеличить гидравлическую проводимость клеток. Стенки флоэмных клеток тонкие и не лигнифицированы, так как им не надо выдерживать механических напряжений, вызываемых разницей в давлении (Munch, 1930; VanBel, 1999).

1.2 Механизм восходящего транспорта воды.

По современным представлениям подъем воды от корней к кроне происходит по механизму сцепления-натяжения. Теория сцепления-натяжения как механизм подъема воды была предложена более ста лет назад Диксоном и Джоли (Dixon, et al., 1895).

Подъем воды происходит при отрицательном гидростатическом давлении. За ноль принимается давление водяного пара над водой при данной температуре. Сосущая сила возникает благодаря поверхностному натяжению на

поверхности раздела вода-воздух в капиллярах внутри клеточных стенок листьев. Испарение происходит в основном с пор-капилляров микроволокон целлюлозы в клеточных стенках подустьичных камер благодаря значительно меньшему водному потенциалу паров воды в воздухе. Испарение создает давление, втягивающее мениск раздела вода-воздух внутрь пор клеточных стенок. Капиллярные силы препятствуют возврату границы раздела внутрь клетки с ее поверхности, и вода ниже границы раздела оказывается под отрицательным гидростатическим давлением. Это создает пониженный водный потенциал поблизости от поверхности, включая клеточные стенки и клеточный протопласт. Понижение водного потенциала является прямым следствием давления, которое является одним из двух основных компонентов водного потенциала в растениях (Tyree, et al., 2002).

Источником энергии является солнечный свет, который обеспечивает энергией молекулы воды так, чтобы их энергия могла превзойти скрытую теплоту парообразования, т.е. чтобы разорвать водородные связи между молекулами на поверхности мениска. Благодаря водородным связям между молекулами воды натяжение передается через непрерывающийся поток воды от листьев до апексов корней и через все части растения через апопласт всех органов дерева. Отрицательное давление передается в корни, где водный потенциал корней ниже водного потенциала почвы. Это вызывает поступление воды в корни (Scholander, et al., 1965; Tyree, 1997; Smith, 1994; Dixon, et al., 1895).

Вода в проводящей системе деревьев находится в жидком, но метастабильном состоянии, поскольку давление воды в проводящей системе меньше давления насыщающего пара при данной температуре.

Транспорт воды по способу сцепления-натяжения является энергетически эффективным способом доставить большое количество воды от корней к

листьям. Этот процесс является пассивным, т.е. он не требует никаких прямых энергетических затрат от дерева и происходит по градиенту давления. Самое низкое давление на дистальном конце (листья). Это отрицательное давление передается вниз до воды в почве через относительно узкие наполненные водой каналы клеточных стенок и через относительно более широкие каналы проводящих элементов ксилемы (сосуды и трахеиды) (Bohm, 1893; Dixon, et al., 1895; Tyree, et al., 2002; Tyree, et al., 1994; Sperry, et al., 1996; Tyree, 1997; Cochard, et al., 2000).

Важно, что вода в древесине поднимается не благодаря давлению, которое создается в сосудах или трахеидах как в капиллярах. Капиллярные явления (поверхностное натяжение) играет ключевую роль в подъеме воды, но не в проводниках ксилемы, а в значительно меньших по размеру капиллярах-порах внутри клеточной стенки мезофила листьев.

Эффективный восходящий транспорт воды в дереве возможен благодаря сочетанию градиента давления, который создается в порах с поперечными размерами в нанометровом диапазоне ($10^{-9} - 10^{-8}$ м), с высокой проводящей способностью сосудов и трахеид, с поперечными размерами в диапазоне от 10^{-6} м – 10^{-4} м (Nobel, 1999).

Однако механизм сцепления-натяжения помещает воду под отрицательное гидростатическое давление, делая ее подверженной кавитации (Tyree, et al., 1983; Sperry, et al., 2004). Кавитация – возникновение внутри жидкой фазы газовых пузырей с более высоким давлением. Кавитация, связанная с водным стрессом, происходит из-за появления пузырьков воздуха на мембранах межклеточных пор (Tyree, et al., 1989; Sperry, 1995; Sperry, et al., 1990).

Эмболизированные трахеиды, давление в которых выше, чем в соседних, заполненных водой, могут стать причиной имплозии (коллапса) прилегающих трахеид. Поскольку давление в эмболизированном проводнике выше, чем в

соседних, заполненных водой проводниках, то их стенки испытывают давление со стороны эмболизированного проводника (Hacke, et al., 2001; Pittermann, et al., 2006в).

Таким образом, восходящий транспорт воды является пассивным процессом, не требующим непосредственных затрат энергии и активного участия проводящих клеток.

1.3 Роль межклеточных пор с торусом в восходящем транспорте воды в деревьях

Поры соединяют не только аксиальные трахеиды между собой, а также соединяют их с паренхимными клеткам и лучевыми трахеидами, кроме того поры с торусом функционируют как клапаны. При очень большой разнице давлений между соседними трахеидами торус может быть прижат давлением к отверстию апертуры той, трахеиды, в которой давление меньше. Поскольку диаметр торуса больше, чем диаметр апертуры, то в таком случае пора будет полностью закрыта для потока воды (Liese, et al., 1967; Petty, 1972; Sperry, et al., 1990; Gregory, et al., 1973). Таким образом, межклеточные поры в древесине:

1. обеспечивают возможность движения воды между отдельным проводниками не только в направлении снизу вверх, но и в горизонтальном направлении, что необходимо, когда отдельный проводник выходит из строя и появляется горизонтальный градиент давления;

2. препятствуют проникновению воздуха из эмболизированного проводника в соседний, заполненный водой, т.е. функционируют как предохранительные клапаны, благодаря которым поддерживается отрицательное давление в проводящих элементах (Dixon, 1914; Van Bel, 1999).

1.4 Изменчивость числа и размеров межклеточных пор

Поры в трахеидах семейства Сосновых располагаются почти исключительно на скошенных радиальных стенках и чаще располагаются в один ряд (Кедров, 1984; Siau, 1984; Hacke, et al., 2009; Kitin, et al., 2009). Число межклеточных пор в отдельных трахеидах существенно варьирует. Непосредственный подсчет числа пор показал, изменчивость числа пор в трахеиде связано с изменчивостью длины и размера радиальной стенки. Можно считать, что число пор в трахеиде N пропорционально длине трахеиды, т.е. где l – аксиальный размер трахеиды, f_p – число пор на единицу длины (Baily, et al., 1918; Thomas, et al., 1967; Jinxing, 1989; Domec, et al., 2006; Panshin, et al., 1980).

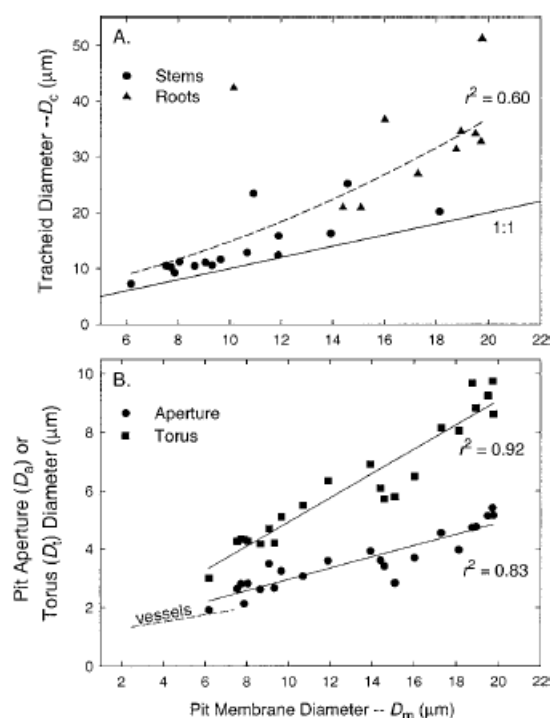


Рисунок 1.5. Корреляции между размерами структурных элементов пор и размером люмена (Hacke, et al., 2004).

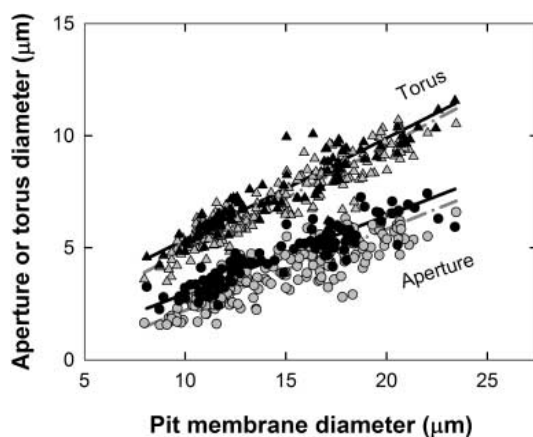


Рисунок 1.6. Связь между диаметром поровой мембраны и диаметрами апертуры и торуса (Häcke, et al., 2009).

Давно известно, что размеры межклеточных пор варьируют не меньше, чем размеры трахеид. Например, отмечалось, что у пикноксильных хвойных диаметр поровой апертуры уменьшается при увеличении толщины клеточной стенки и увеличении радиального размера люмена. У тех хвойных, древесина которых ближе к маноксильному типу (*Podocarpaceae*, *Cupressaceae*, *Araucariaceae*), поровая апертура варьирует мало и вне связи, также как и толщиной стенки или радиальный размер трахеид (Jane, et al., 1970; Carlquist, 1988).

Исследования последних лет показали, что размеры структурных элементов межклеточных пор находятся в тесной корреляции между собой и размером люмена. Диаметр поры составляет 0,7–0,85 от радиального размера люмена (Рис.1.5). Чем больше диаметр поры (мембраны поры), тем больше диаметр торуса и апертуры (Рис.1.5 и 1.6). Исключения – размер отверстий и толщина нитей в сетчатой мембране. Размер отверстий в сетчатой мембране и толщина варьируют существенно, но не в связи с диаметром поры, торуса или апертуры (Domess, et al., 2006; Häcke, et al., 2004; Häcke, et al., 2009).

1.5 Модельная оценка сопротивления отдельных трахеид: модель Ланкашира-Энноса

Метод вычитания основан на очень важной гидравлической модели отдельной трахеиды – модели Ланкашира-Энноса (Lancashire, et al., 2002). В этой модели каждая отдельная трахеида представляет собой два последовательно расположенных сопротивления – люмен и стенки с межклеточными порами. В этом случае полное гидравлическое сопротивление трахеиды R представлено суммой сопротивлений люмена R_{lum} и пор R_{pit}

$$R = R_{lum} + R_{pit} \quad (1.1)$$

Восходящий поток воды по люмену рассматривается как ламинарный (Leyton, 1975; White, 1991; Vogel, 1994; Lancashire, et al., 2002; Koo, et al., 2003). В модели полагается, что поперечное сечение люмена круг, и поток воды по люмену вдоль его продольной оси описывается уравнением Хагена-Пуазейля.

Межклеточные поры рассматриваются как параллельно расположенные каналы для прохождения воды с одинаковыми гидравлическим сопротивлениями, поэтому совокупное сопротивление пор уменьшается пропорционально числу пор в трахеиде. В итоге получается уравнение:

$$R = R_{lum} + R_{pit} = \frac{128\mu l}{2\pi L^4} + \frac{2R_{ind}}{N} = [Pa \cdot c \cdot m^{-3}] \quad (1.2)$$

где μ – вязкость воды, l – длина трахеиды, которая считается равной длине люмена, L – диаметр люмена, R_{ind} – сопротивление отдельной поры, N – число пор на одной радиальной стенке. Множитель 2 в знаменателе первого члена уравнения означает, что свободное ламинарное течение воды по закону Хагена-Пуазейля происходит на протяжении половины длины трахеиды. Множитель 2 в числителе второго слагаемого учитывает, что в каждой трахеиде вода проходит через две скошенные радиальные стенки с порами. Аксиальный размер каждой радиальной стенки равен половине длины трахеиды. Первое слагаемое в уравнении называется сопротивлением Хагена-Пуазейля, R_{HP} , второе – сопротивлением пор R_{pit} .

Если известна плотность пор n_a , т.е. число пор на единицу площади стенки, то число пор в трахеиде рассчитывается умножением площади поверхности цилиндра, диаметр которого равен диаметру люмена L , длина (высота) равна половине аксиального размера люмена (трахеиды) l , на плотность пор n_a :

$$R = R_{HP} + R_{pit} = \frac{64\mu l}{\pi L^4} + \frac{4R_{ind}}{\pi n_a L l} = [Pa \cdot c \cdot m^{-3}] \quad (1.3)$$

В модели Ланкашира-Энносса полагается, что все поры в одной трахеиде имеют одинаковое сопротивление. Более того, при оценке влияния величины сопротивления пор на гидравлические характеристики трахеид разных размеров сопротивление отдельной поры предполагалось одинаковым у всех трахеид. Эта величина считалась постоянной и при анализе взаимосвязи характеристик проводимости трахеиды с ее длиной и диаметром люмена.

1.6 Полуэкспериментальный метод оценки сопротивления отдельных межклеточных пор

Непосредственно измерение гидравлического сопротивления отдельной поры пока невозможно. На данный момент сопротивление отдельных пор оценивается на основе данных математического моделирования (Hacke, et al., 2004; Schulte, 2012), физического моделирования поры с торусом (Lancashire, et al., 2002), а также комбинирования математической модели трахеиды с экспериментальными измерениями гидравлического сопротивления образца древесины. В последнем полуэкспериментальном способе (*subtraction method*) оценивается не сопротивление отдельной поры, а сопротивление единицы площади поровой мембраны. Для оценки величины поровой составляющей из экспериментальных данных по гидравлическому сопротивлению образца древесины вычитают сопротивление люменов, рассчитанное по уравнению Хагена-Пуазейля. Остаток после вычитания и считают оценкой величины сопротивления межклеточных пор, а именно сопротивляемости (проводимости)

единицы площади поровой мембраны (Schulte, et al., 1988; Pittermann, et al., 2006б; Pittermann, et al., 2006в). Следует отметить, что среднее значение сопротивления Хагена-Пуазейля для образца древесины R рассчитывается по формуле

$$R = \frac{\sum_{i=1}^N \cdot R_i}{N} \quad (1.4),$$

где N – число измеренных трахеид, от 400 до 800 трахеид, R_i – рассчитанное по размеру люмена сопротивление отдельной трахеиды. Все трахеиды выбирались для измерения в поле зрения микроскопа на одном и том же поперечном срезе.

Эксперименты с физической моделью поры показали, что сопротивление одной окаймленной поры диаметром 17 мкм составляет $0,17 \cdot 10^{10}$ МПа с м⁻³, что соответствует 0,4 МПа с м⁻¹ сопротивления единицы площади сетчатой мембраны межклеточной поры (Lancashire, et al., 2002).

Математическая модель поры с торусом дает диапазон изменчивости для сопротивления единицы площади поровой мембраны 0,14 до 0,50 МПа с м⁻¹ (Наске, et al., 2004). Имитационная модель прохождения воды сквозь пору с торусом, выполненная с помощью численного решения уравнения Навье-Стокса для двух пор, диаметром 13 и 10 мкм оценивает их сопротивления как 1,51 и 1,20 10^{10} МПа с м⁻³, что соответствует 0,34 и 0,75 МПа с м⁻¹ сопротивления единицы площади мембраны (Schulte, 2012).

Как показали полуэкспериментальные оценки средних значений гидравлических характеристик пор, скорее всего, сопротивление реальных пор в трахеидах хвойных больше, чем приведенные выше значения, и сопротивление единицы площади поровой мембраны составляет в среднем 5,7 МПа с м⁻¹ (Pittermann, et al., 2006б).

Количественно результаты разных авторов расходятся, однако не очень сильно, в данном случае важен порядок величины, а порядок этой величины совпадает у всех авторов (Schulte, et al., 1988; Pittermann, et al., 2006в; Pittermann, et al., 2006б).

Все представленные выше данные относятся к средним значениям для разных частей дерева или даже вида. Изменчивость гидравлических характеристик внутри годичных колец практически не изучалась. Всегда логично полагалось, что гистометрические различия между ранней и поздней древесиной связаны с их функциональной специализацией. Имеется лишь одна работа, в которой оцениваются экспериментально различия в водопроводящей способности между ранней и поздней древесиной в одном кольце. В этой работе показано, что по величине удельной проводимости ранняя древесина примерно в 11 раз превосходит позднюю древесину (Domes, et al., 2002б).

Таким образом, гидравлическое сопротивление отдельных трахеид включает две компоненты: сопротивление люмена и сопротивление концевых пор. Анализ литературы дает основания полагать, что значение компонентов полного гидравлического сопротивления отдельных клеток существенно варьируют внутри годичных колец в связи с вариабельностью радиальных размеров трахеид и межклеточных пор. Размеры структурных элементов межклеточных пор различны у трахеид, различающихся по радиальному размеру и коррелируют с радиальным размером люмена. Эти корреляции в сочетании с разработанными математическими моделями позволяют оценивать по отдельности составляющие гидравлического сопротивления трахеид по радиальным размерам люмена и толщине клеточных стенок.

1.7 Гидравлическая модель межклеточной поры

Гидравлическая модель межклеточной пор основана на положении, что гидравлические характеристики отдельной межклеточной поры определяются размерами ее структурных элементов. В представляемой работе для оценки изменчивости сопротивления отдельных межклеточных пор использовалась модель, разработанная *J.Sperry* и *U.Hacke* (Sperry, et al., 2004; Hacke, et al., 2004). Сопротивление отдельной поры (Рис. 2.1) R_{ind} является суммой

сопротивлений сетчатой мембраны поры R_m , , апертуры поры R_a и канала поры R_c

$$R_{ind} = R_m + R_a + R_c \quad (1.5),$$

Сопротивление сетчатой мембраны R_m будет тем меньше, чем больше ее диаметр и большей в ней отверстий n_{po} . Сопротивление одного отверстия в сетчатой мембране рассчитывалось по уравнению, предложенному *S.Vogel* (Vogel, 1994). Это уравнение описывает протекание жидкости через круглое отверстие в пластинке нулевой толщины:

$$R_{pore} = \frac{24\mu}{D_p^3} \quad (1.6),$$

где D_p – диаметр круглого отверстия в мембране. Если бы все отверстия в мембране были одинаковыми, то сопротивление всей мембраны можно было рассчитать, поделив сопротивление одного отверстия на их число. Для учета различий в размерах отверстий, вместо среднего значения диаметра отверстий в сетчатой мембране D_p используется эквивалентный диаметр D_{pe} :

$$D_{pe} \approx 0,63D_p, \quad (1.7),$$

где D_p – средний диаметр вложенных в отверстия сетчатой мембраны окружностей (Sperry, et al., 2004). Для учета уменьшения сопротивления мембраны из-за взаимодействия потоков через близко расположенные отверстия вводится поправочная функция

$$f(\varepsilon) = 1 - 0,89\varepsilon^{1,5} - 0,11\varepsilon^{2,5} - 0,066\varepsilon^{3,5} - 0,048\varepsilon \quad (1.8),$$

где ε – доля площади сетчатой мембраны, занятой отверстиями) (Tio, et al., 1994). Число отверстий в сетчатой мембране n_{po} оценивалось по уравнению, предложенному *J. Sperry* с соавторами (Sperry, et al., 2004) с учетом положения о непроницаемости торуса для воды:

$$n_{po} = \frac{D_{mc}^2}{(D_{pe} + t_f)^2} \quad (1.9),$$

где t_f – средняя толщина нитей в мембране, D_{mc} – «чистый» диаметр мембраны, т.е. диаметр круга, площадь которого равна площади мембраны за вычетом площади торуса

$$D_{mc} = \sqrt{4(0,25\pi D_m^2 - 0,25\pi D_t^2) / \pi} \quad (1.10).$$

При расчете доли площади занятой отверстиями ε из общей площади мембраны также вычиталась площадь, занятая торусом

$$\beta = \frac{n_{po} \cdot 0,25\pi \cdot D_{pe}^2}{0,25\pi D_m^2 - 0,25\pi D_t^2} \quad (1.11).$$

Сопротивление всей сетчатой мембраны R_m будет

$$R_m = \frac{24\mu}{n_{po} \cdot D_{pe}^3} f(h) \quad (1.12).$$

Сопротивление одной апертуры поры R_a рассчитывается по формуле, предложенной *Z. Dagan* с соавторами и использованной *J. Sperry* и *U. Hascke* (Dagan, et al., 1982; Sperry, et al., 2004). Это то же самое уравнение, которое используется для описания течения воды сквозь отверстия в сетчатой мембране (Vogel, 1994):

$$R_a = \frac{2 \cdot 24\mu}{D_a^3} \quad (1.13).$$

Течение воды по каналу поры описывается уравнением Хагена-Пуазейля

$$R_c = \frac{128t_a\mu}{\pi D_a^4}$$

где t_a – длина канала поры, равная удвоенной толщине клеточной стенки ($2h$ или $2ТКС$), D_a – диаметр канала поры, равный диаметру апертуры поры, μ – динамическая вязкость воды. Сопротивление камеры поры не учитывается, так как оно существенно меньше, чем сопротивление канала из-за большего поперечного и меньшей длины. (Рис. 2.1). Вклад сопротивления камеры поры в

общее сопротивление поры значительно меньше вклада апертуры, собственно канала и поровой мембраны (Dagan, et al., 1982). В итоге уравнение для расчета сопротивления поры выглядит следующим образом:

$$R_{ind} = \frac{24\mu}{n_{po}D_{pe}^3} f(h) + \frac{2 \cdot 24\mu}{D_a^3} + \frac{128 \cdot t_a \cdot \mu}{\pi D_a^4} \quad (1.14).$$

Разработчики модели тестировали ее, применив для расчета сопротивления физической модели поры, изготовленной *J. Lancashire* и *A. Ennos* (Lancashire, et al., 2002). Проверка показала очень хорошее совпадение расчетных и экспериментальных данных (Sperry, et al., 2004).

Сопротивление единицы площади, занятой порой получается умножением сопротивления поры на площадь, занятую порами, т.е. на площадь сетчатой мембраны

$$r_{ind}(A) = R_{ind} 0,25\pi D_m^2 \quad (1.15).$$

Таким образом, для оценки сопротивляемости отдельной поры с помощью модели, которая представлена выше, необходимы данные о размерах следующих структурных элементов межклеточных пор

- D_m – диаметр поры (сетчатой мембраны)
- t_a – длина канала поры
- D_t – диаметр торуса
- D_a – диаметр апертуры
- n_{po} – число отверстий в сетчатой мембране
- D_{pe} – эквивалентный диаметр отверстий в сетчатой мембране
- t_f – средняя толщина нитей в сетчатой мембране

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.

2.1 Концепция, основные понятия и определения модельного подхода

Течение воды по отдельным трахеидам описывается в рамках классической гидродинамики. В случае ламинарного течения и постоянства градиента давления падение давления между концами проводника $\Delta P = [Па]$ и объемная скорость вытекания воды из проводника $V = [м^3 с^{-1}]$ связаны линейным соотношением:

$$V = C \cdot \Delta P \quad (2.1),$$

где коэффициент $C = [м^3 Па^{-1} с^{-1}]$ называется водопроведением или просто проведением (*conductance*). Величина, обратная проведению, называется гидравлическим сопротивлением проводника (*resistance*)

$$R = \frac{1}{C} = [м^{-3} Па \cdot с] \quad (2.2).$$

Проводимость проводящего элемента c (*conduit conductivity*) – это объемная скорость потока жидкости V , отнесенная к градиенту давления ∇P :

$$C = \frac{V}{\nabla P} = \frac{Vl}{\Delta P} = [Па^{-1} \cdot с^{-1} \cdot м^4] \quad (2.3),$$

где l – длина проводника. Величина обратная проводимости c называется сопротивляемостью (*resistivity*) r

$$r = \frac{1}{c} = \frac{\Delta P}{Vl} = [Па \cdot см^{-4}] \quad (2.4).$$

Проводимость c пропорциональна площади поперечного сечения просвета проводника, т.е. люмена, S_L :

$$c = c_{sp} \cdot S_L \quad (2.5),$$

где $c_{sp} = [м^2 с^{-1} Па^{-1}]$ – проводимость единицы площади люмена или удельная проводимость люмена (*cross area conductivity*). Удельная сопротивляемость (*cross area resistivity*) – r_{sp} , обратна удельной проводимости c_{sp}

$$r_{sp} = \frac{1}{c_{sp}} = \frac{S_L}{c} = r \cdot S_L = [Па \cdot см^{-2}] \quad (2.6).$$

Сопротивлением единицы площади поперечного сечения люмена R_{S_L} называется произведение сопротивления отдельного люмена R и площади его поперечного сечения люмена S_L

$$R_{S_L} = RS_L = [Па \cdot c \cdot м^{-1}] \quad (2.7).$$

Проведение единицы площади поперечного сечения рассчитывается делением величины проведения C на площадь поперечного сечения проводника S

$$C_{S_L} = C/S = [Па \cdot c \cdot м^{-1}] \quad (2.8).$$

Протекание воды от корней к кроне по аксиально проводящим клеткам ксилемы растений можно количественно описывать с помощью закона, аналогичному закону Ома для участка электрической цепи (Van den Honert, 1948; Passioura, 1988; Tyree, et al., 1991; Richter, 1973). Каждая отдельно взятая проводящая клетка считается аналогом отдельного электрического сопротивления. Аналогом силы тока, проходящего через проводник, является объемная скорость вытекания воды из отдельной клетки. Аналогом падения напряжения на проводнике – падение давления при прохождении воды через клетку, а аналогом электрического сопротивления – гидравлическое сопротивление клетки.

Общее сопротивление двух последовательно расположенных гидравлических сопротивлений является простой арифметической суммой их сопротивлений, также как и в случае участка электрической цепи. Полное проведение двух или более последовательно соединенных гидравлических сопротивлений всегда меньше проведения проводника с наибольшим сопротивлением (наименьшим проведением), что равнозначно тому, что полное проведение цепочки из двух сопротивлений лимитируется наибольшим сопротивлением. Проведение C цепочки из двух, C_1 и C_2 , гидравлических сопротивлений рассчитывается по формуле

$$C = \frac{1}{c_1^{-1} + c_2^{-1}} = C_1 \frac{\alpha}{1 + \alpha}, \quad \text{где } \alpha = C_2 / C_1 \quad (2.9).$$

В случае параллельного расположения N гидравлических сопротивлений их общее проведение является суммой их проводений, в то время как их общее сопротивление R рассчитывается по формуле

$$\frac{1}{R} = \sum_{i=1}^N \frac{1}{R_i} \quad (2.10),$$

где R_i – сопротивление одного элемента. Общее проведение N последовательно расположенных проводников рассчитывается по формуле, аналогичной формуле расчета общего сопротивления параллельно расположенных проводников (Zimmermann, 1971; Calkin, et al., 1985; Calkin, et al., 1986; Schulte, et al., 1987; Schulte, et al., 1988).

3. РЕЗУЛЬТАТЫ.

3.1 Гидравлическая модель годичного кольца

В модели годичное кольцо – это средняя для кольца трахеидограмма, т.е. модельное годичное кольцо состоит из одного яруса трахеид. Этот ярус включает N (N – число клеток в средней трахеидограмме) параллельно расположенных гидравлических сопротивлений. Эти параллельные сопротивления не соединены между собой, т.е. вода в модельном годичном кольце движется только в аксиальном направлении. Двигаясь по трахеиде, вода последовательно пересекает первую радиальную стенку, затем движется по люмену, а затем пересекает вторую радиальную стенку. Суммарное водопроведение такого годичного кольца $C_{ГК}$ является суммой проводений отдельных клеток C_i

$$C_{гк} = \sum_{i=1}^N C_i \quad (3.1),$$

где N – число клеток в средней трахеидограмме, i – номер клетки в радиальном файле (трахеидограмме) начиная от внутренней границы годичного кольца. Поскольку аксиальный размер одинаков у всех клеток в кольце, то общая проводимость кольца $c_{гк}$ является простой суммой проводимостей всех клеток в кольце. Удельная проводимость годичного кольца $c_{sp гк}$ рассчитываются делением суммы проводимостей всех клеток на сумму площадей поперечного сечения трахеид S_{T_i}

$$c_{sp ГК} = \frac{\sum_{i=1}^N C_i}{\sum_{i=1}^N S_{T_i}} \quad (3.2)$$

Среднее проведение отдельной клетки \bar{C} в годичном кольце

$$\bar{C} = \frac{\sum_{i=1}^N C_i}{N} \quad (3.3)$$

Интегральное сопротивление годичного кольца $R_{ГК}$ является величиной обратной суммарному интегральному проведению

$$R_{ГК} = \frac{1}{C_{ГК}} = 1/\sum_{i=1}^N C_i = 1/\sum_{i=1}^N \frac{1}{R_i} \quad (3.4),$$

а среднее сопротивление \bar{R} отдельной клетки является величиной обратной среднему проведению отдельной клетки $\bar{C}_{ГК}$

$$\bar{R} = \frac{1}{\bar{C}} = \frac{N}{C_{ГК}} = \frac{N}{\sum_{i=1}^N C_i} = \frac{N}{\sum_{i=1}^N \frac{1}{R_i}} \quad (3.5).$$

Таким образом, для того, чтобы рассчитать интегральные гидравлические характеристики годичного кольца необходимо рассчитать сопротивление каждой отдельной трахеиды в радиальном файле средней трахеидограммы кольца.

3.2 Модификация гидравлической модели трахеиды Ланкашира-Энноса

Для оценки гидравлических характеристик отдельных трахеид в годичных кольцах семейства Сосновых была модифицирована модель *J. Lancashire* и *A. Ennos*. Также как в модели *Lancashire-Ennos* полное сопротивление трахеиды является суммой сопротивления люмена (сопротивления Хагена-Пуазейля) R_{HP} и сопротивлений двух радиальных стенок с порами R_{pit} (Leyton, 1975; Vogel, 1994; Sperry, Hacke, & Pittermann, 2006)

$$R = R_{HP} + R_{pit} \quad (3.6).$$

Течение воды по люмену трахеиды считается ламинарным (Leyton, 1975; Vogel, 1994; Koo & Kleinstueber, 2003). Показано, что уравнение Хагена-Пуазейля можно применять для приближенного описания ламинарного течения жидкости по капиллярам с поперечным сечением произвольной формы, если вместо диаметра круга L использовать величину, называемую гидравлическим диаметром, которая рассчитывается по формуле, $D_h = 4S/P$ где S – площадь поперечного сечения капилляра, P – периметр смачивания (White, 1991). В

ксилеме изученных деревьев семейства Сосновых форма поперечного сечения люменов наиболее близка к прямоугольнику (Эсау, 1969; Siau, 1984; Кедров, 1984). В случае, если форма поперечного сечения люмена прямоугольник, получается следующая формула для гидравлического диаметра D_h :

$$D_h = \frac{2LT_{lum}}{L + T_{lum}} \quad (3.7),$$

где L – радиальный размер люмена, T_{lum} – тангентальный размер люмена (Lewis, 1992). Сопротивление прямоугольного люмена с гидравлическим диаметром D_h равно сопротивлению круглого люмена с диаметром $D=D_h$. В диапазоне РРЛ до 30 мкм значения гидравлического диаметра люмена D_h и РРЛ различаются мало (Рис.3.1). При дальнейшем увеличении РРЛ его значение заметно превосходит значение гидравлического диаметра. Чтобы люмен имел гидравлический диаметр около 40 мкм, радиальный размер люмена должен быть равен примерно 125 мкм. У реальных трахеид люменов такого размера не наблюдается.

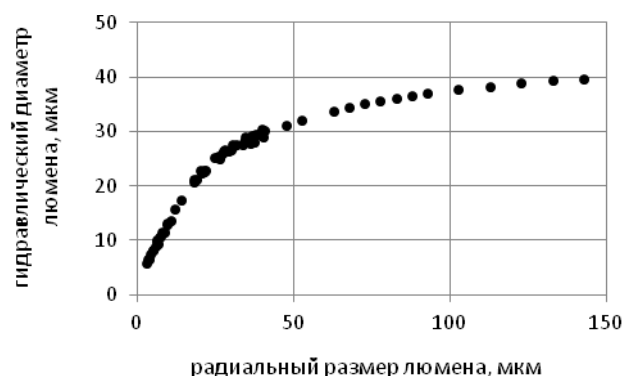


Рисунок 3.2. Связь между величиной гидравлического диаметра люмена с его радиальным размером, кольцо *Pinus sibirica*, N=44, тангентальный размер трахеид 30 мкм.

В модели *Lancashire-Ennos* вода течет по закону Хагена-Пуазейля на протяжении половины аксиального размера трахеиды l , поскольку трахеиды перекрываются на половину своего аксиального размера.

В результате формула для расчета сопротивления Хагена-Пуазейля будет следующей:

$$R = \frac{8\mu l(L + T_{lum})^4}{\pi L^4 T_{lum}^4} \quad (3.8).$$

Второе слагаемое полного сопротивления трахеиды – сопротивление межклеточных пор. Поры в трахеидах семейства Сосновых располагаются почти исключительно на скошенных радиальных стенках и чаще располагаются в один ряд (Эсау, 1969; Кедров, 1984; Siau, 1984; Hacke, et al., 2009). Будем полагать, что трахеиды равномерно распределены по двум радиальным стенкам. Если общее число пор в трахеиде N , то на одной радиальной стенке имеется $N/2$ пор. Поскольку поры расположены на одной радиальной стенке практически параллельно, то общее сопротивление одной радиальной стенки будет в 0,5 N раз меньше сопротивления отдельной поры R_{ind} . Поскольку две радиальные стенки одной трахеиды расположены последовательно, то полное сопротивление всех пор в трахеиде R_{pit} будет равно сумме сопротивлений пор двух стенок, т.е. $R_{pit} = \frac{4R_{ind}}{N}$. Поскольку каждая пора принадлежит двум трахеидам, то при расчете общего сопротивления всех пор в трахеиде значение сопротивления отдельной поры делилось на два, а выражение для расчета полного сопротивления всех пор в трахеиде имеет вид:

$$R_{pit} = \frac{2R_{ind}}{N} \quad (3.9).$$

По экспериментальным данным, опубликованным в литературе, число пор в трахеиде N пропорционально длине трахеиды f_p : $N = f_p l$, где l – аксиальный размер трахеиды, f_p – число пор на единицу длины (Baily, et al., 1918; Thomas, et al., 1967; Jinxing, 1989; Domec, et al., 2006). Эта величина, f_p , линейно зависит от радиального размера люмена L , т.е. $f_p = \alpha L$. Таким образом,

$$N = \alpha \cdot L \cdot l \quad (3.10).$$

Будем полагать, что все поры в одной трахеиде имеют одинаковое сопротивление, а сопротивление каждой отдельной поры определяется размерами ее структурных элементов, а размеры этих структурных элементов связаны с поперечными размерами трахеиды (люмена), т.е. $R_{ind} = R_{ind}(L, h)$, где L – радиальный размер люмена, h – толщина стенки трахеиды. Конкретный вид зависимостей размеров структурных элементов пор от размеров трахеид будет представлен в разделе, где описывается гидравлическая модель межклеточной поры. Выражение для расчета полного сопротивления трахеиды будет иметь вид:

$$R = \frac{8\mu\beta l(L + T_{lum})^4}{\pi L^4 T_{lum}^4} + \frac{2R_{ind}(L, h)}{\alpha L l} = [Па \cdot c \cdot m^{-3}] \quad (3.11).$$

Полное сопротивление отдельной трахеиды C является величиной обратной полному сопротивлению R .

Сопротивление единицы площади поперечного сечения люмена R_{S_L} или трахеиды R_{S_t} рассчитывалось умножением сопротивления R на площадь поперечного сечения люмена $S_L = LT_{lum}$ или трахеиды $S_t = DT$ соответственно:

$$R_{S_L} = \frac{8\mu\beta l(L + T_{lum})^4}{\pi L^3 T_{lum}^3} + \frac{2T_{lum} R_{ind}(L, h)}{\alpha l} = [Па \cdot c \cdot m^{-1}] \quad (3.12),$$

$$R_{S_t} = \frac{8\mu\beta l(L + T_{lum})^4}{\pi L^4 T_{lum}^4} + \frac{2DTR_{ind}(L, h)}{\alpha Ll} = [Па \cdot c \cdot m^{-1}] \quad (3.13).$$

Сопротивляемость люмена или трахеиды r рассчитывалось делением полного сопротивления R на длину люмена/трахеиды l

$$r = \frac{8\mu\beta l(L + T_{lum})^4}{\pi L^4 T_{lum}^4} + \frac{2R_{ind}(L, h)}{\alpha Ll^2} = [Па \cdot c \cdot m^{-3}] \quad (3.14).$$

Чтобы рассчитать удельную сопротивляемость (сопротивляемость единицы площади поперечного сечения) люмена r_{sp} или всей трахеиды, включая

стенки, r_{tsp} выражение для r необходимо умножить на площадь поперечного сечения люмена ($L T_{lum}$) или трахеиды (DT), после чего для люмена, получится

$$r_{sp} = \frac{8\mu(\beta L + T_{lum})^4}{\pi L^3 T_{lum}^3} + \frac{2R_{ind}(L, h)}{\alpha \cdot l^2} = [Па \cdot c \cdot м^{-2}] \quad (3.15),$$

а для трахеиды получится

$$r_{tsp} = \frac{8\mu\beta DT(L + T_{lum})^4}{\pi L^4 T_{lum}^4} + \frac{2R_{ind}(L, h) \cdot DT}{\alpha L l^2} = [Па \cdot c \cdot м^{-2}] \quad (3.16).$$

Проводимость и удельная проводимость являются характеристиками эффективности водопроведения и применяются для сравнения эффективности функционирования трахеид с разным размером люмена.

Проведения единицы площади поперечного сечения люмена или трахеиды рассчитывались как величины обратные сопротивления единицы площади люмена и трахеиды соответственно, уравнения 3.12 и 3.13. Удельная проводимость люмена c_{sp} или трахеиды c_{tsp} , (размерность $Па^{-1}с^{-1}м^2$) рассчитывались как величины обратные сопротивляемости люмена или трахеиды (уравнения 3.15 и 3.16). Таким образом, для оценки изменчивости гидравлических характеристик отдельных трахеид вдоль радиуса годичного кольца необходимо знать поперечные и аксиальные размеры трахеид и люменов, а также число и сопротивление межклеточных пор в трахеиде.

Таким образом, в модели переменной поры учтены особенности формы поперечного сечения люменов и изменчивости размеров трахеид вдоль радиуса годичного кольца. Зависимость размеров межклеточных пор от радиального размера люмена будет описана далее в тексте в модели межклеточной поры.

3.3 Зависимость размера структурных элементов межклеточных пор между собой и от радиального размера люмена

Данные по изменчивости размеров всех структурных элементов межклеточных пор (за исключением длины канала поры t_a), их связей между собой и размерами люменов взяты из публикаций по строению и проводимости пор в древесине видов из семейства *Pinaceae*: *Pseudotsuga menziesii* (Mirb) Franco (Domes, et al., 2006; Hacke, et al., 2004), *Picea glauca* (Moench) Voss, *Abies balsamea* (L.) Mill, (Hacke, et al., 2009). По этим данным, чем больше размер люмена, тем больше диаметр поры (мембраны поры), диаметр торуса и апертуры. Все эти переменные находятся в тесной корреляции между собой. Исключения – размер отверстий и толщина нитей в сетчатой мембране. Размер отверстий в сетчатой мембране и толщина варьируют существенно, но не в связи с диаметром поры, торуса или апертуры (Рис. 3.2) (Domes, et al., 2006).

Для описания связей размеров структурных элементов пор между собой и размером люмена использовались простые линейные уравнения. Чтобы избежать отрицательных значений и случаев, таких как, например, когда диаметр поры больше радиального размера люмена, свободный член в уравнении считался равным нулю. Коэффициенты уравнений были рассчитаны на основе данных, приведенных в источниках, которые перечислены также и в Таблице 3.1.

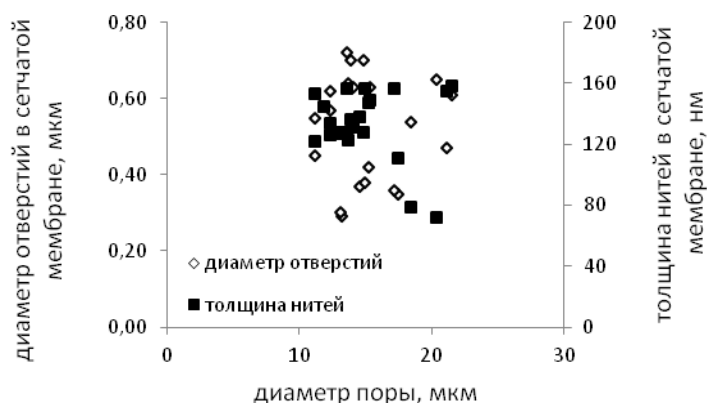


Рисунок 3.3. Толщина нитей в мембране и диаметре отверстий в зависимости от диаметра поры (Domes et al., 2006)

Таблица 3.1. Уравнения для расчета размеров структурных элементов пор. Ссылки указывают на публикации, по данным которых рассчитывались коэффициенты уравнений.

X Y	L, радиальный диаметр люмена, мкм	D_m, диаметр поры (мембраны), мкм
D_m, диаметр поры (мембраны), мкм; по данным (Наске, et al., 2004)	Y=0,85X	
D_t, диаметр торуса, мкм; по данным (Наске, et al., 2009)		Y=0,5X
D_a, диаметр апертуры, мкм; по данным (Наске, et al., 2009)		Y=0,25X
D_p, диаметр отверстий в мембране, мкм; по данным (Domes, et al., 2006)		Y=0,0303X

Поскольку толщина нитей в сетчатой мембране не коррелирует с диаметром мембраны, то для расчетов числа отверстий в мембране использовалось среднее значение толщины нитей – 135 нм.

3.4 Модификация модели межклеточной поры с торусом

Для расчетов гидравлического сопротивления отдельной поры была модифицирована модель поры, представленная в Главе 1 настоящей работы.

Модификация модели заключалась в следующем: (1) размеры структурных элементов межклеточных пор, а именно диаметр поры, диаметр торуса, диаметр апертуры поры рассчитывались по радиальному размеру люмена по уравнениям, приведенным в Таблице 3.1.

Все отверстия в мембране поры полагались одинакового размера, и, таким образом эффективный диаметр отверстий в мембране рассчитывался умножением размера отверстий на коэффициент. Несмотря на то, что корреляции между размером отверстий в мембране и диаметром мембраны не наблюдается, в модифицированной модели размер отверстий также рассчитывается по диаметру мембраны поры. Это связано с тем, что если оставить размер отверстий в сетчатой мембране постоянным и равным, например, среднему значению, то этот размер в поздних трахеидах может получиться больше торуса и больше разницы между диаметрами мембраны и торуса. Коэффициент уравнения для расчета размера отверстий в мембране в зависимости от ее диаметра, приведенный в Таблице 3.1., был получен простым делением среднего значения диаметра. Длина канала поры, t_a , считалась равной удвоенной толщине клеточной стенки.

Поскольку толщина нитей в сетчатой мембране не коррелирует с диаметром мембраны, то для расчетов числа отверстий в мембране использовалось среднее значение толщины нитей – 135 нм.

3.5 Модельная оценка гидравлических характеристик отдельной межклеточной поры

В этом разделе работы представлены результаты расчетов по модифицированной гидравлической модели межклеточной поры с использованием данных по размерам трахеид, полученных моим научным руководителем. Размеры люменов и толщина клеточных стенок измерялись в поле зрения микроскопа на тонких окрашенных поперечных срезах древесины деревьев *Pinus sylvestris* L. и *Larix gmelinii*.

Полное сопротивление отдельной поры представляет собой сумму трех компонентов: сопротивление мембраны, сопротивление двух апертур и сопротивление двух каналов (уравнение 1.5). Сопротивление отдельной поры является функцией размеров этих структурных элементов. Размеры всех структурных элементов, кроме длины канала, в модели линейно связаны с радиальным размером люмена. В сопротивлении поры можно выделить две компоненты. Первая компонента, связанная с размером люмена/мембраны непосредственно в модели, – сопротивления мембраны и апертуры. Вторая компонента, связанная как с толщиной клеточной стенки, так и с размером люмена/мембраны, – сопротивление канала поры.

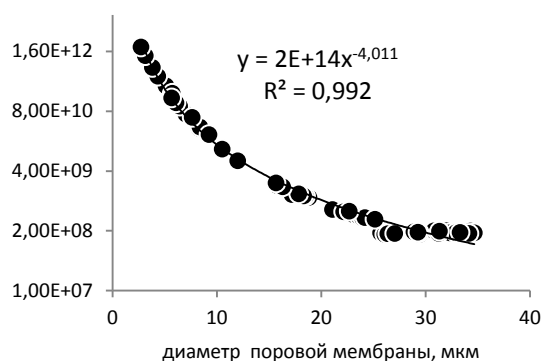


Рис. 3.4. Зависимость сопротивления межклеточной поры от диаметра ее мембраны. Логарифмическая шкала.

При реально наблюдаемых соотношениях размеров структурных элементов пор полное сопротивление отдельной поры более чем на 99% определяется диаметром ее мембраны. Функциональная зависимость сопротивления поры от диаметра мембраны заложена в уравнениях модели, однако на графике отмечаются и незначительные флуктуации (Рис. 3.4). Эти флуктуации вызваны тем, что длина канала поры, равная удвоенной толщине клеточной стенки, в модели не является функцией размера люмена или диаметра мембраны. Поскольку в модели диаметр мембраны поры линейно связан с радиальным размером люмена, то гидравлическое сопротивление поры в такой же степени зависит и от ее радиального размера люмена (Рис. 3.5).

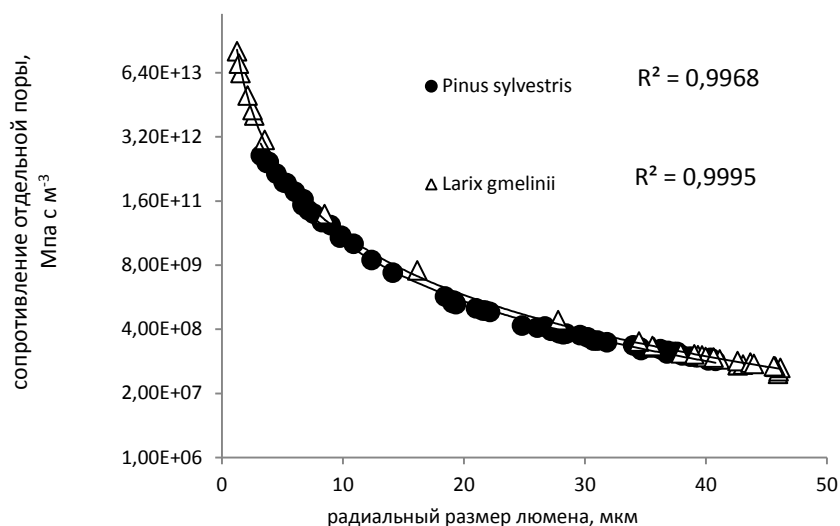


Рис. 3.5. Зависимость сопротивления отдельной поры от радиального размера люмена в годичных кольцах *Pinus sylvestris* и *Larix gmelinii*. Логарифмическая шкала.

Минимальное рассчитанное сопротивление отдельной поры у лиственниц в несколько раз меньше такового у других изученных видов Сосновых (Рис. 3.5). Это связано с тем, что у лиственниц наблюдаются трахеиды с радиальным размером люмена больше 45 мкм в ранней древесине, что почти никогда не наблюдается у других видов. Максимальное рассчитанное значение

сопротивления отдельной поры у лиственницы на два порядка превосходит максимальное значение сопротивления отдельной поры у остальных видов. Это связано, во-первых, с тем, что у лиственницы в поздней древесине есть трахеиды с люменом, радиальный размер которого меньше двух микрометров, что не наблюдается у остальных видов. Кроме того, в поздней древесине толщина стенок, а, значит, и длина канала нередко достигает 10 мкм или даже больше.

При рассмотрении всей совокупности изученных видов Сосновых диапазон изменчивости сопротивления отдельных пор в модели составляет 6 порядков, примерно от $2 \cdot 10^7$ до $7 \cdot 10^{13}$ МПа с м⁻³, т.е. сопротивление поры у трахеид с люменом около 40 мкм в миллион раз меньше, чем сопротивление поры у люмена размером менее 5 мкм. Наиболее широким диапазоном изменчивости характеризуются поры трахеид лиственницы (Рис. 3.5). Значение сопротивления физической модели поры *Lancashire-Ennos* находится в средней части этого диапазона.

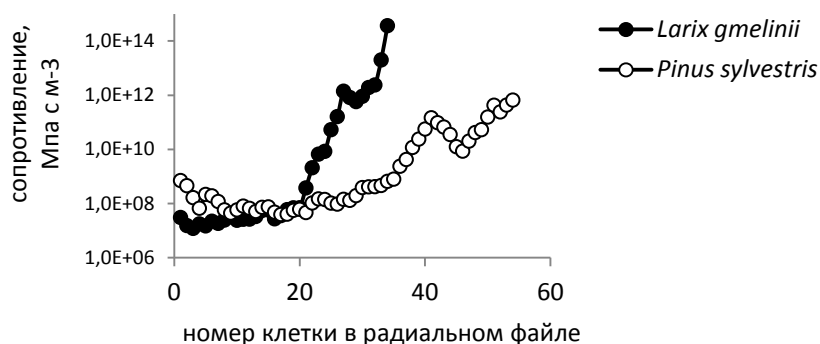


Рис. 3.6. Радиальная изменчивость сопротивления отдельной поры в трахеидах двух годовых колец. Логарифмическая шкала.

Рассчитанные значения сопротивления отдельной поры очень сильно варьируют вдоль радиуса в соответствии с вариациями радиального размера люмена (Рис. 3.6). Наименьшим сопротивлением характеризуются поры в

трахеидах ранней древесины, что, очевидно связано с их большими радиальными размерами и тонкими стенками. Сопротивление отдельных пор в ранней и поздней древесине отличаются на 4 порядка в годичных кольцах сосен, елей и пихт, и на 5–6 порядков в годичных кольцах лиственницы.

3.6 Общее сопротивление пор в отдельной трахеиде

Общее сопротивление пор в трахеиде определяется числом пор и величиной сопротивления отдельной поры (все поры в одной трахеиде имеют одинаковое сопротивление). В модели число межклеточных пор в трахеидах линейно увеличивается при росте радиального размера люмена (уравнение 3.10) и варьирует в диапазоне от трех – пяти до полутора сотен в зависимости от размеров люмена (Рис. 3.2). Наибольший диапазон изменчивости числа пор отмечается у трахеид лиственницы, что соответствует наиболее широкому диапазону изменчивости радиального размера люмена. Число пор в трахеидах снижается по направлению к наружной границе годичного кольца: в поздних трахеидах пор в несколько раз меньше, чем в ранних, что опять же соответствует разнице в размерах люменов между ранней и поздней древесиной.

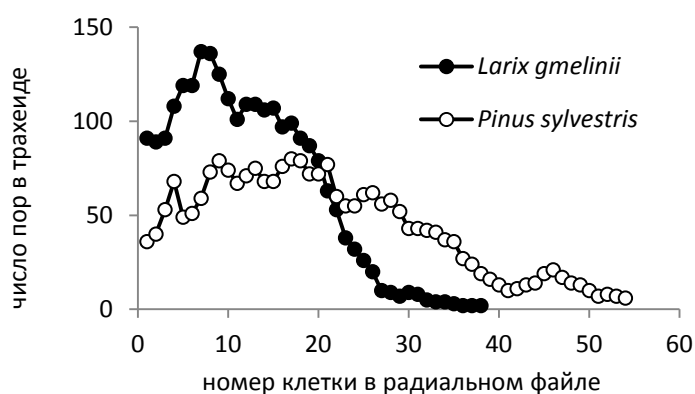


Рис. 3.7. Вариативность числа пор в трахеидах вдоль радиуса годичного кольца.

Использованный способ оценки числа пор в трахеидах соответствует постоянной плотности пор. Если число пор на единицу длины трахеиды линейно зависит от радиального размера люмена, то число пор на единицу площади радиальной стенки не зависит от длины трахеиды, постоянно и полностью определяется значением коэффициента α (уравнения 3.10). При $\alpha = 0,85$ плотность пор на радиальной стенке составляет $8,5 \cdot 10^8$ на квадратный метр, что близко к средним оценкам числа пор в трахеидах других исследователей (Baily, et al., 1918; Thomas, et al., 1967; Panshin, et al., 1980), но примерно на 30-40% выше, чем получили Дж.-К. Домэ с соавторами (Domес, et al., 2006).

Поскольку РРЛ поздних трахеид меньше, чем ранних, то и абсолютное значение числа пор в поздних трахеидах меньше. Тенденция по уменьшению числа пор в трахеидах при уменьшении РРЛ отмечена и при прямом независимом подсчете числа пор в трахеидах ранней и поздней древесины трех видов из семейства Сосновых (Domес, et al., 2006).

В масштабе всего диапазона изменчивости общего сопротивления пор абсолютная величина плотности пор мало влияет на численные характеристики зависимости общего сопротивления пор от радиального размера люмена. При изменении плотности пор от 5 до $8,5 \cdot 10^8 \text{ м}^{-2}$ показатель степени аппроксимирующей функцией меняется незначительно (Рис. 3.8).

При увеличении размера люмена не только увеличивается число пор (уравнение 3.10), но и уменьшается сопротивление отдельной поры (уравнение 1.14). В результате общее сопротивление пор в трахеиде быстро уменьшается при увеличении РРЛ (Рис. 3.8). В поздних трахеидах уменьшение числа пор усугубляется увеличением их сопротивления, в результате общее сопротивление пор в поздних трахеидах в годовичных кольцах сосны, пихты и ели в 10^3 раз больше, чем в ранних, а в годовичном кольце лиственницы в 10^5 раз больше, чем сопротивление пор в ранних трахеидах (Рис. 3.7, 3.8). По

сравнению с поздней древесиной общее сопротивление пор мало варьирует в ранней древесине (Рис. 3.9).

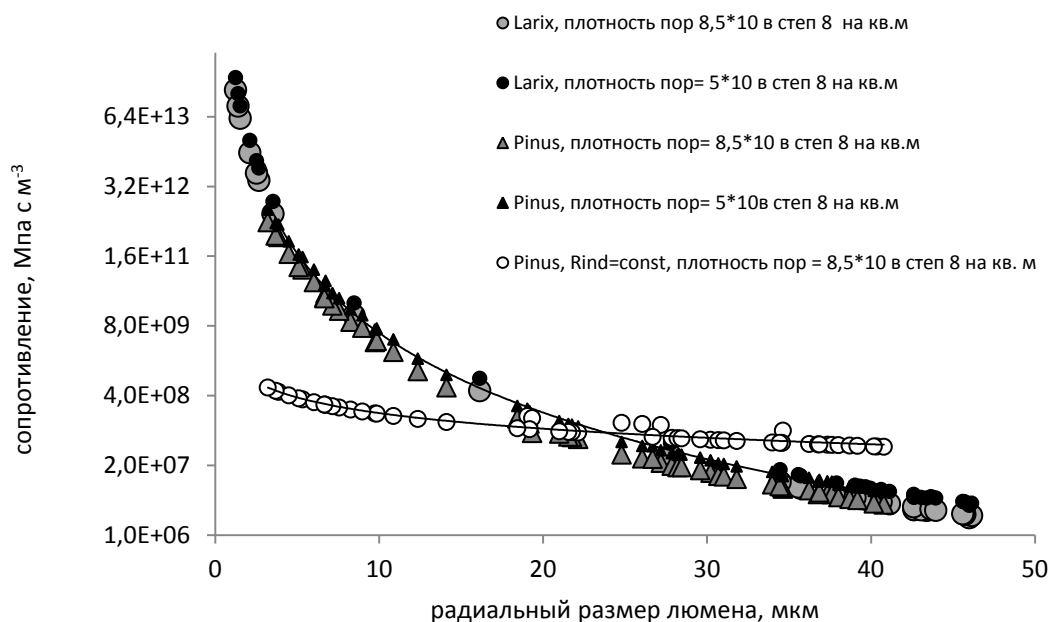


Рис. 3.8. Зависимость общего сопротивления пор от радиального размера люмена при разной плотности пор, а также в случае, если сопротивление отдельной поры постоянно. Показаны уравнения аппроксимации. Логарифмическая шкала.

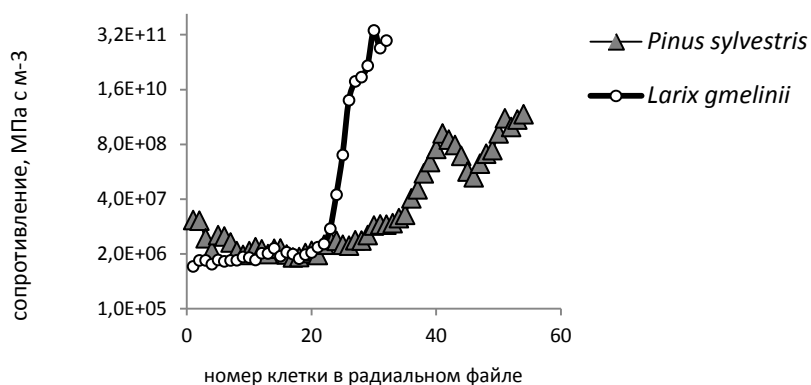


Рис. 3.9. Радиальная изменчивость общего сопротивления пор в трахеиде. По вертикальной оси - логарифмическая шкала.

3.7 Сопротивление люмена отдельных трахеид

Как сопротивление, так и сопротивляемость Хагена-Пуазейля уменьшаются при увеличении радиального размера люмена в диапазоне изменчивости РРЛ, характерном для большей части трахеид в изученных годовичных кольцах (Рис. 3.10). Это соответствует увеличению, как проведения, так и проводимости Хагена-Пуазейля. Если бы форма поперечного сечения люмена была кругом, то это был бы абсолютно тривиальный вывод из уравнения Хагена-Пуазейля. Однако в данном случае, когда форма поперечного сечения люмена прямоугольник, ситуация немного иная.

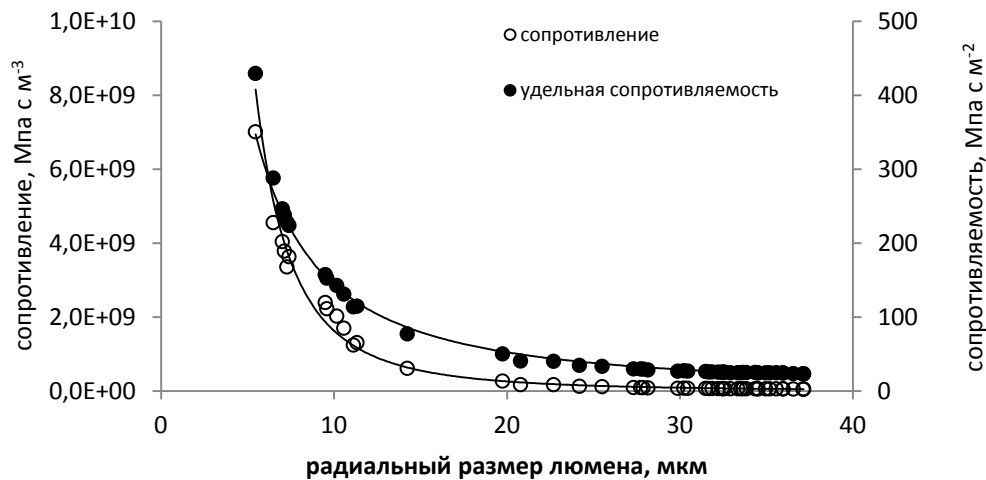


Рис. 3.10. Зависимость показателей сопротивления Хагена-Пуазейля от радиального размера люмена, *Pinus sylvestris*, N=50. Слева логарифмическая шкала.

Сопротивление и удельная сопротивляемость Хагена-Пуазейля рассчитываются по приведенным ниже уравнениям:

$$R_{H-P} = \frac{8\mu l(L + T_{lum})^4}{\pi L^4 T_{lum}^4} = [Па \cdot с \cdot м^{-3}] \quad (3.17)$$

$$r_{H-Psp} = \frac{8\mu(L + T_{lum})^4}{\pi L^3 T_{lum}^3} = [Па \cdot с \cdot м^{-2}] \quad (3.18).$$

Теоретически в соответствии с уравнением 3.17 и 3.18 при дальнейшем увеличении радиального размера люмена сопротивление и сопротивляемость

Хагена-Пуазейля будут продолжать, хоть и медленнее, но монотонно уменьшаться, а вот удельная сопротивляемость Хагена-Пуазейля, достигнув минимума, начнет увеличиваться (Рис. 3.11). Наличие минимума на зависимости удельной сопротивляемости Хагена-Пуазейля от РРЛ связано с тем, что форма поперечного сечения люменов в данной модели является прямоугольником, а сопротивление Хагена-Пуазейля рассчитывается по гидравлическому диаметру этого прямоугольника, а удельная сопротивляемость получается делением сопротивления на длину трахеиды и умножением на площадь поперечного сечения. Величина радиального размера люмена, при которой достигается минимум, зависит еще и от вариабельности тангентального размера люмена. Предварительные оценки показали, при значениях тангентального размера люмена, характерного для ранней древесины, минимум сопротивляемости Хагена-Пуазейля будет достигаться примерно при 33–35 мкм гидравлического диаметра люмена, что соответствует примерно 75–78 мкм радиального размера люмена (уравнение 3.5). На основании реальных данных невозможно оценить, какими будут показатели водопроведения прямоугольных люменов при значениях гидравлического диаметра больше 55 мкм, так как таких больших люменов в реальных кольцах просто нет.

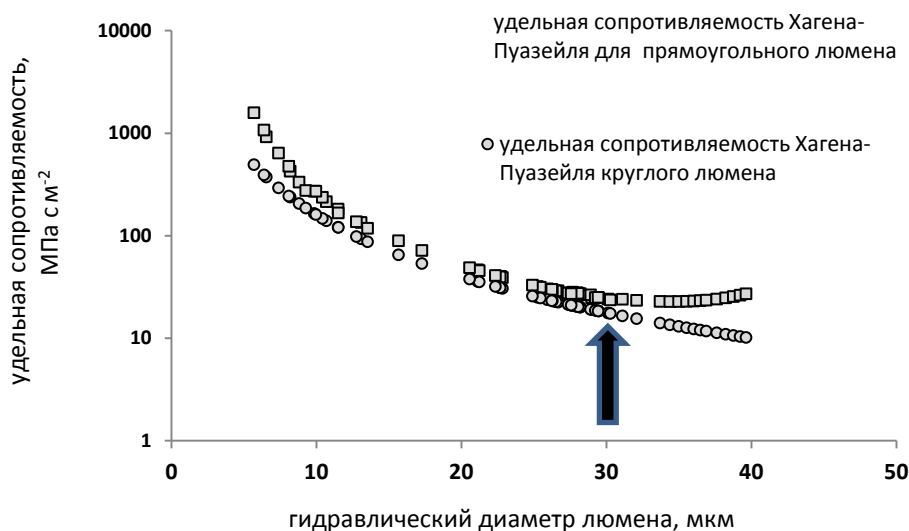


Рис. 3.11. Теоретический эффект: при увеличении гидравлического диаметра прямоугольных люменов больше 35 мкм происходит увеличение удельной сопротивляемости люменов. Стрелка показывает, где заканчиваются реальные данные. Логарифмическая шкала.

Для теоретической оценки полагалось, что у всех трахеид размер люмена которых больше 45 мкм, толщина стенки постоянна и равна минимальному значению 2,5 мкм. Рассчитанная таким образом зависимость удельных сопротивляемостей для круглого и прямоугольного люменов и приведена на Рис. 3.11. При одном и том же значении гидравлического диаметра, круглый и прямоугольный люмены одинакового аксиального размера будут иметь одинаковые значения сопротивления, но различаться по удельной сопротивляемости. Но самое главное, что после того, гидравлический диаметр люмена с прямоугольным сечением достигнет значения 30 мкм, что соответствует радиальному размеру люмена 50 мкм, сопротивляемость и удельная сопротивляемость Хагена-Пуазейля начинают увеличиваться, хотя сопротивление Хагена-Пуазейля продолжает уменьшаться.

3.8 Структура полного сопротивления трахеиды

Как показано выше, как сопротивление Хагена-Пуазейля, так и сопротивление пор монотонно уменьшаются при увеличении радиального размера люмена во всем диапазоне изменчивости радиального размера люмена. Это соответствует тому, что полное сопротивление быстро уменьшается при увеличении радиального размера люмена (Рис. 3.12). Полное сопротивление ранних и поздних трахеид различается на 3-4 порядка.

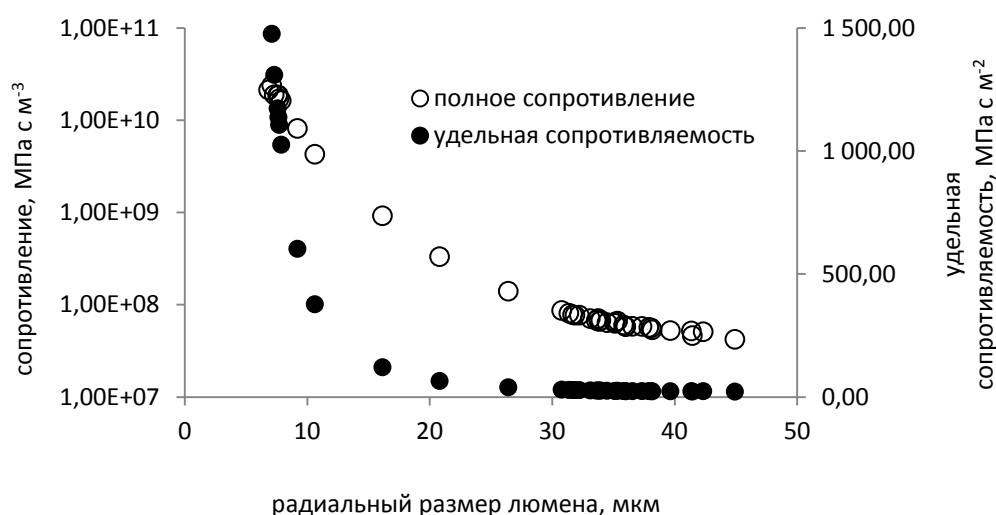


Рис. 3.12. Зависимость полного сопротивления и полной удельной сопротивляемости трахеид от радиального размера люмена. *Pinus sylvestris*, N=39. Слева логарифмическая шкала.

На Рис. 3.13 показана типичная зависимость компонентов сопротивления трахеиды, а именно сопротивления Хагена-Пуазейля и общего сопротивления пор от размера люмена в модели переменной поры. Для сравнения приведена зависимость общего сопротивления пор в трахеиде от размера люмена в случае, если сопротивление отдельной поры постоянно и равно $3,4 \cdot 10^9$ МПа с м⁻³ (модель Ланкашира-Энноса). В поздней древесине, где радиальный размер люмена меньше ≈ 15 – 18 мкм, сопротивление пор превосходит сопротивление Хагена-Пуазейля. При дальнейшем увеличении радиального размера люмена больше 15 – 18 мкм сопротивление Хагена-Пуазейля становится больше сопротивления пор. Если сопротивление отдельной поры величина постоянная,

как в модели Ланкашира-Эннуса, то различия в величине общего сопротивления пор между ранней и поздней древесиной заметно меньше (Рис. 3.13).

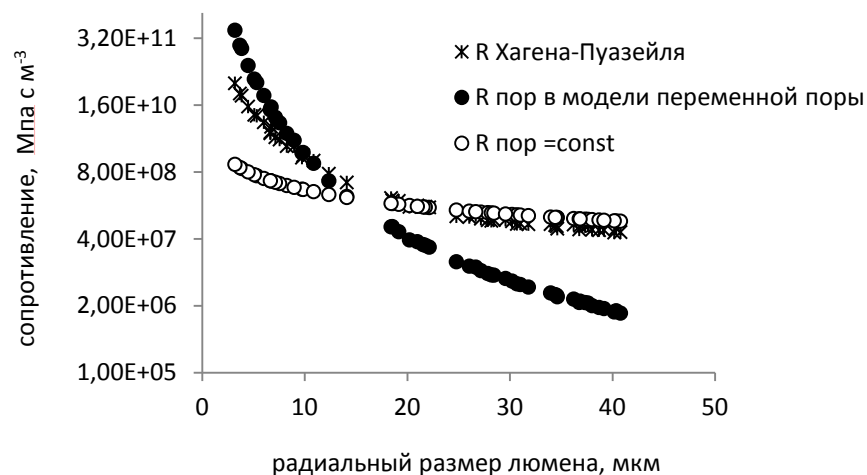


Рис. 3.13. Зависимость компонентов сопротивлений трахеиды от размера люмена.

Поскольку поры и люмен представляют собой последовательно расположенные гидравлические сопротивления, то полное проведение цепочки меньше проведения элемента с наименьшим значением проведения. В поздней древесине сопротивление пор больше сопротивления Хагена-Пуазейля, а ранней древесине, напротив, сопротивление пор меньше сопротивления Хагена-Пуазейля. Это означает, что в поздней древесине проведение трахеиды лимитируется порами, а в ранней – размерами люмена. В той небольшой части диапазона радиального размера люмена, где сопротивления Хагена-Пуазейля и пор мало различаются, можно считать, что имеет место ко-лимитирование проведения трахеид люменом и порами.

В модели переменной поры доля пор в полном сопротивлении трахеиды монотонно уменьшается при увеличении радиального размера люмена (Рис. 3.14). Если сопротивление отдельной поры постоянно (модель Ланкашира-Эннуса), и общее сопротивление пор уменьшается только благодаря

увеличению числа пор, то доля сопротивления пор, напротив, монотонно увеличивается при увеличении радиального размера. В этом случае при данном значении сопротивления отдельной поры в ранних трахеидах доля пор в полном сопротивлении трахеиды составляет более 50%. Если сопротивление единицы площади сетчатой мембраны постоянно, а диаметр поры пропорционален размеру люмена, то доля пор уменьшается, хотя и не так быстро, как в модели переменной поры. Насколько существенно это уменьшение зависит от значения сопротивления единицы площади поровой мембраны. Рассчитанное с помощью численной модели сопротивление единицы площади мембраны поры заметно меньше того, что дают полуэкспериментальные оценки (Shulte, 2012; Pittermann, et al., 2006b). Это соответственно приводит к различиям в темпе уменьшения доли пор в полном сопротивлении трахеиды при увеличении радиального размера (Рис. 3.14).

Поскольку поры и люмен представляют собой последовательно расположенные гидравлические сопротивления, то полное проведение цепочки меньше проведения элемента с наименьшим значением проведения. В поздней древесине сопротивление пор больше сопротивления Хагена-Пуазейля, а ранней древесине, напротив, сопротивление пор меньше сопротивления Хагена-Пуазейля. Это означает, что в поздней древесине проведение трахеиды лимитируется порами, а в ранней – размерами люмена. В той небольшой части диапазона радиального размера люмена, где сопротивления Хагена-Пуазейля и пор мало различаются, можно считать, что имеет место ко-лимитирование проведения трахеид люменом и порами.

3.9 Вклад сопротивления межклеточных пор в полное сопротивление трахеиды и годичного кольца

В модели переменной поры доля пор в полном сопротивлении трахеиды монотонно уменьшается при увеличении радиального размера люмена (Рис. 3.14). Если сопротивление отдельной поры постоянно (модель Ланкашира-Эннуса), и общее сопротивление пор уменьшается только благодаря увеличению числа пор, то доля сопротивления пор, напротив, монотонно увеличивается при увеличении радиального размера. В этом случае при данном значении сопротивления отдельной поры в ранних трахеидах доля пор в полном сопротивлении трахеиды составляет более 50%. Если сопротивление единицы площади сетчатой мембраны постоянно, а диаметр поры пропорционален размеру люмена, то доля пор уменьшается, хотя и не так быстро, как в модели переменной поры. Насколько существенно это уменьшение зависит от значения сопротивления единицы площади поровой мембраны. Рассчитанное с помощью численной модели сопротивление единицы площади мембраны поры заметно меньше того, что дают полуэкспериментальные оценки (Shulte, 2012; Pittermann, et al., 2006b). Это соответственно приводит к различиям в темпе уменьшения доли пор в полном сопротивлении трахеиды при увеличении радиального размера (Рис. 3.14).

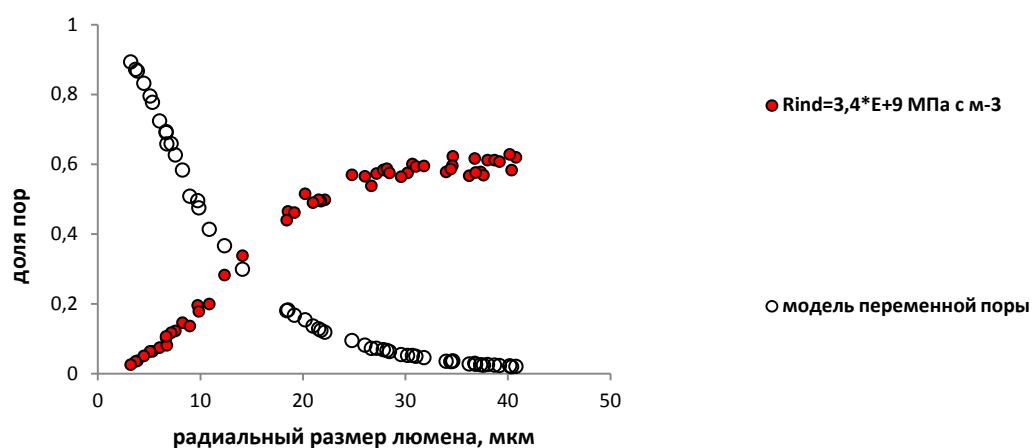


Рис. 3.14. Зависимость вклада сопротивления пор в общее сопротивление трахеиды от радиального размера люмена при разных способах оценки сопротивления пор. *Pinus sylvestris*, N=54.

Под интегральным или суммарным водопроведением годичного кольца понимается сумма значений водопроведения всех клеток в средней трахеидограмме годичного кольца. Естественно наличие стенок с порами между трахеидами уменьшает интегральное проведение годичного кольца. В годичном кольце сосны обыкновенной, данные для которого приведены на Рис. 3.15, это уменьшение интегрального проведения по сравнению с оценками проведения по модели переменной поры («реальные трахеиды») составляет 13,6%.

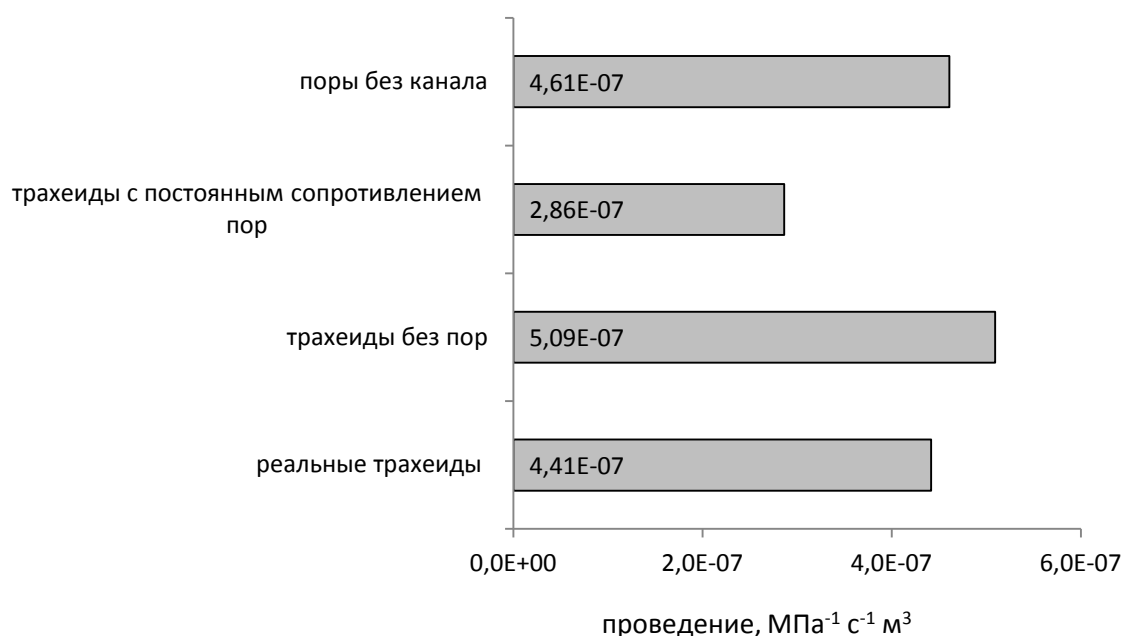


Рис. 3.15. Интегральное проведение годичного кольца сосны при разных вариантах строения трахеид. Постоянное сопротивление пор равно $1,7 \cdot 10^9$ МПа⁻¹ с⁻¹ м³.

Наименьшие оценки интегрального водопроведения этого кольца дает модель с постоянным сопротивлением пор. Если поры в кольце имеют постоянное сопротивление вне зависимости от размера люмена (модель трахеиды *Lancashire-Ennos* или модель с постоянным сопротивлением пор), то проведение кольца составляет только 56% от его оценки по модели переменной поры (Рис. 3.15). Если в модели переменной поры длина канала у всех пор в

трахеидах равна нулю, т.е. толщина стенок трахеид пренебрежимо мала, то такое кольцо будет иметь проведение лишь на 9,6% меньше, чем в модели переменной поры. Конкретные цифры различий оценок интегрального водопроведения по разным структурным моделям варьируют то кольца к кольцу, но в среднем наличие радиальных стенок уменьшает проведение годичного кольца на треть, а наличие канала у межклеточных пор уменьшает интегральное проведение годичного кольца по сравнению с моделью переменной поры не более чем на 15%.

ВЫВОДЫ

1. Установлены количественные характеристики связи размеров структурных элементов межклеточных пор между собой и радиальным размером люмена.
2. Модифицирована гидравлическая модель межклеточной поры с торусом, позволяющая рассчитывать гидравлические характеристики отдельных межклеточных пор по размеру люмена и толщине клеточной стенки трахеиды.
3. Разработана гидравлическая модель годичного кольца как совокупности параллельных гидравлических сопротивлений, позволяющая рассчитывать гидравлические характеристики годичных колец по размерам люменов и толщине стенок трахеид.
4. Радиальная изменчивость радиального размера люмена и толщины клеточной стенки трахеид приводит к существенной изменчивости гидравлических характеристик отдельных трахеид вдоль радиуса годичного кольца.
5. Вклад межклеточных пор в общее сопротивление трахеиды зависит от радиального размера люмена: при большом размере люмена, характерном для ранней древесины, вклад межклеточных пор в общее сопротивление трахеид меньше половины, а в поздней древесине – больше половины.
6. Наличие межклеточных пор уменьшает интегральное водопроведение годичного кольца на 13-15%.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Baily, I., & Tupper, W. (1918). Size variations in tracheary cells. I. A comparison between secondary xylem of vascular criptograms, gymnosperms and angiosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA.* , 54, 149-204.
2. Calkin, H., Gibson, A., & Nobel, P. (1986). Biophysical model of xylem conductance in tracheids of the fern *Pteris vittata*. *Journal of Experimental Botany* (37), 1054-1064.
3. Calkin, H., Gibson, A., & Nobel, P. (1985). Xylem water potentials and hydraulic conductance in eight species of ferns. *Canadian Journal of Botany* (63), 632-637.
4. Choat, B., Cobb, A., & Jansen, S. (2008). Structure and function of bordered pits: new discoveries and impacts on whole-plant hydraulic function. *New Phytologists* , 177, 608-626.
5. Domec, J.-C., Lachenbruch, B., & Meinzer, F. (2006). Bordered pit structure and function determine spatial patterns of air-seeding thresholds in xylem of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*; Pinaceae) trees. *American Journal of Botany* , 11 (93), 1588-1600.
6. Gibson, A. C., Calkin, H. W., & Nobel, P. S. (1985). Hydraulic conductance and xylem structure in tracheid-bearing plants. *IAWA Bulletin* (6), 293-302.
7. Kitin, P., Fujii, T., Abe, H., & Takata, K. (2009). Anatomical features that facilitate radial flows across groth rings and from xylem to cambium in *Cryptomeria japonica*. *Annals of Botany* , 103, 1145-1157.
8. Koo, J., & Kleinststeuer, C. (2003). Liquid flow in microchannels: experimental observations and computational analyses of microfluidics effects. *Journal of Micromechanics and Microengineering* , 5 (13), 568-576.
9. Koran, Z. (1977). Tangential pitting in black spruce tracheids. *Wood Science and Technology* , 11, 115-123.
10. Lancashire, J., & Ennos, A. (2002). Modelling the hydrodynamic resistance of bordered pits. *Journal of Experimental Botany* (53), 1485–1493.

11. Lewis, A. M. (1992). Measuring the hydraulic diameter of a pore of conduit. *American Journal of Botany* (79), 1158-1161.
12. Leyton, L. (1975). *Fluid behavior in biological systems*. Oxford: Clarendon Press.
13. Panshin, A., & Zeeuw, C. (1980). *Textbook of wood technology. 4th edition.* . New York: McGraw-Hill.
14. Passioura, J. (1988). Water transport in and to roots. *Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* (39), 245-265.
15. Pittermann, J., Sperry, J. S., Hacke, U. G., Wheeler, J. K., & Sikkema, E. H. (2006). Inter-tracheid pitting and the hydraulic efficiency of conifer wood: the role of tracheid allometry and cavitation protection. *American Journal of Botany* , 93 (93), 1265-1273.
16. Richter, H. (1973). Frictional potential losses and total water potential in plants: a reevaluation. *Journal of Experimental Botany* , 24, 983-994.
17. Schulte, P., & Gibson, A. (1988). Hydraulic conductance and tracheid anatomy in six species of extant seed plants. 66:1073-1079. *Canadian Journal of Botany* , 66, 1073-1079.
18. Schulte, P., Gibson, A., & Nobel, P. (1987). Xylem anatomy and hydraulic conductance of *Psilotum nudum*. *American Journal of Botany* , 66, 1438-1445.
19. Shulte, P. (2012). Computational fluid dynamics models of conifer bordered pits show how pit structure affects flow. *New Phytologist* , 193, 721-729.
20. Sperry, J., Hacke, U., & Pittermann, J. (2006). Size and function in conifer tracheid and angiosperm vessel. *American Journal of Botany* , 93 (10), 1490-1500.
21. Thomas, R., & Scheld, J. (1967). The distribution and size of inter-tracheid pits in eastern hemlock. *Forest Science* (13), 85-89.
22. Tyree, M., & Ewers, F. (1991). The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist* (119), 345-360.
23. Van den Honert, T. H. (1948). Water transport as a catenary process. *Discussion of the Faraday Society* (3), 146-153.

24. Vogel, S. (1994). *Life in moving fluids: The physical biology of flow*. Princeton University Press.
25. White, F. (1991). *Viscous fluid flow*. McGraw-Hil.
26. Zimmermann, M. (1971). In M. Zimmermann, & C. Brown (Eds.), *Trees, structure and function*.
27. Кедров, Г. (1984). Факторы, определяющие расположение окаймленных пор на радиальной стенке трахеид во вторичной трахеидной древесине. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Биологическая серия*, 2 (89), 70-82.

Министерство образования и науки РФ
Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
Кафедра биофизики

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой

подпись инициалы, фамилия
« ____ » ____ 20 ____ г.

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

03.04.02.01 Биофизика

Количественная оценка влияния числа и размеров межклеточных пор на гидравлические характеристики водопроводящих клеток древесины хвойных

Руководитель

Выпускник

подпись, дата

Вац
подпись, дата

доцент, к.б.н.
должность, ученая степень

И.В. Свидерская
инициалы, фамилия
Д.С. Вацлавская
инициалы, фамилия

Красноярск 2017